

马桑绣球(绣球科)的花器官发生和发育

^{1,2}葛丽萍 ¹路安民* ¹潘开玉

¹中国科学院植物研究所系统与进化植物学重点实验室 北京 100093)

²山西农业大学林学院 山西太谷 030801)

Floral organogenesis in *Hydrangea aspera* (Hydrangeaceae)

^{1,2}GE Li-Ping, ¹LU An-Ming*, ¹PAN Kai-Yu

¹Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

²College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China)

Abstract To provide data of floral development for the subsection *Asperae*, section *Hydrangea* of the genus *Hydrangea*, and to have a further insight into the floral morphological evolution of this genus, the organogenesis of fertile flowers in *Hydrangea aspera* was examined under the scanning electron microscope (SEM). The species has small fertile flowers, arranged in a corymbose cyme. The flowers follow the regular centripetal mode in development. The sepal primordia arise in a two-fifths helix on the periphery of the floral apex. Petals are initiated nearly simultaneously, alternating with sepals. The floral apex appears concave after petal initiation. The species has diplostemony. The whorl of antesealous stamens arises just as the petal primordia begin to flatten. The carpel primordia are initiated almost at the same time as the initiation of the antepetalous stamens. The thecae of the anthers are thicker than the connectives. Styles and stigmas are differentiated as the incipient carpels extend upward, while the inferior ovary is formed by incipient carpels inserting into receptacle. Septa are continuous in the base of the mature ovary, but discontinuous in the mid and upper regions of ovary, i.e., the ovary is imperfectly 2-loculed. The gynoecium has two free styles and papillate stigmas. Floral developmental characters are compared among *Hydrangea aspera* and the six species previously reported by Hufford, and three patterns of floral development are revealed in *Hydrangea*. *H. aspera* differs from *H. anomala* subsp. *petiolaris* and *H. macrophylla* in the pattern of floral development, but shares an identical development pattern with the other four species. The results show that it might be more reasonable to treat *Calyptanthus* as a independent section under *Hydrangea* than to treat it as a subsection of sect. *Hydrangea*.

Key words *Hydrangea*, *H. aspera*, fertile flower, primordia, initiation pattern.

摘要 在扫描电镜下观察了马桑绣球 *Hydrangea aspera* 孕性花的发生及发育过程。马桑绣球的花器官向心轮状发生,花萼原基以 2/5 螺旋式相继发生,花瓣原基几乎同步发生。花瓣开始发育时,与花萼相对的雄蕊发生。与花瓣相对的雄蕊原基与心皮原基几乎同时出现。初始心皮向上扩展,分化出花柱和柱头,向下延伸,嵌入花托,发育为下位子房。花发育成熟时,隔膜于子房的下部连续,而中部和上部不连续,即子房为不完全 2 室。经过与绣球属已观察过的另外 5 种 1 亚种花器官发生和发育比较,发现马桑绣球与藤绣球 *H. anomala* subsp. *petiolaris* 和绣球 *H. macrophylla* 存在差异,而与其余 4 种基本相似。花发育的资料显示,前人在绣球属下设立冠盖组的处理可能比把它作为绣球组的一个亚组更合理。

2002-08-26 收稿, 2003-02-26 收修改稿。

基金项目:国家自然科学基金项目(30130030)和中国科学院生物分类区系学科发展特别支持项目(219222F)资助 (Supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 30130030) and the Special Project for Taxonomic and Floristic Researches from the Chinese Academy of Sciences).

* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: <anmin@ns.ibcas.ac.cn>.)

关键词 绣球属 ; 马桑绣球 ; 孕性花 ; 原基 ; 发生式样

绣球科绣球属 *Hydrangea* Linn. 约 23 – 360 种 , 主要分布于东亚和北美东南部 , 少数种散布到东南亚和南美热带地区 , 尤以中国长江以南地区种类最为丰富(黄林等 , 2001) 。 一些学者曾对该属植物的分类先后进行过研究(Maximowicz , 1867 ; Rehder , 1911 ; Engler , 1930 ; 陈焕镛 , 1954) , 提出了各自的属下分类系统。 由于该属在植物区系地理学上和园艺学上的重要性 , McClintock (1957) 曾对其进行了世界性专著研究 , 将该属分为 2 组 8 亚组。 卫兆芬 (1994) , Wei 和 Bartholomew (2001) 对中国绣球属的分类先后作了修订。 然而 , 近年来基于形态、分子资料的系统发育分析结果表明绣球属并非单系类群(Soltis et al. , 1995 ; Hufford , 1997 ; Hufford et al. , 2001) 。 花粉形态和脉序的研究也表明绣球属内的变异几乎包括了近缘属的变异类型(郝刚 , 胡启明 , 1996a , 1996b) 。 因此 , 该属的范畴以及属内关系还有待进一步研究。

近年来 , 花形态发生的研究对揭示类群间的关系提供了重要的信息(Tucker , 1992 ; Endress , 1994 ; Roles et al. , 1997 ; Liang et al. , 1996 ; 孙坤等 , 1998) 。 Hufford (2001) 观察了绣球属 5 种 1 亚种的花形态发生 , 发现它们的雄蕊类型和发生式样以及花被片发生的相对位置、时间、发育的速度存在差异 , 认为萼片在顶端分生组织较低的位置发生 , 可能恰恰反映了花冠过早地发生 , 而非花萼本身的变化 , 并且认为萼片在花顶分生组织较低位置发生与花冠发生时萼片的有限生长密切相关 , 两者可能同源。 按照 McClintock (1957) 的分类系统 , Hufford (2001) 对该属花器官发生研究的取材代表了绣球组 sect. *Hydrangea* Maxim. 的 4 个亚组和星毛组 sect. *Cornidia* (Ruiz & Pav.) Engl. 的 1 个亚组 (见表 1) , 而绣球组的糙枝亚组 subsect. *Asperae* Rehd. 和离瓣亚组 subsect. *Petalanthae* Maxim. , 以及星毛组的亚组 subsect. *Monosegia* Briquet , 其花器官发生尚未见报道。 本文首次报道作为东亚分布的绣球组糙枝亚组的代表种——马桑绣球的花器官发生 , 为进一步探讨绣球属的系统发育提供资料。

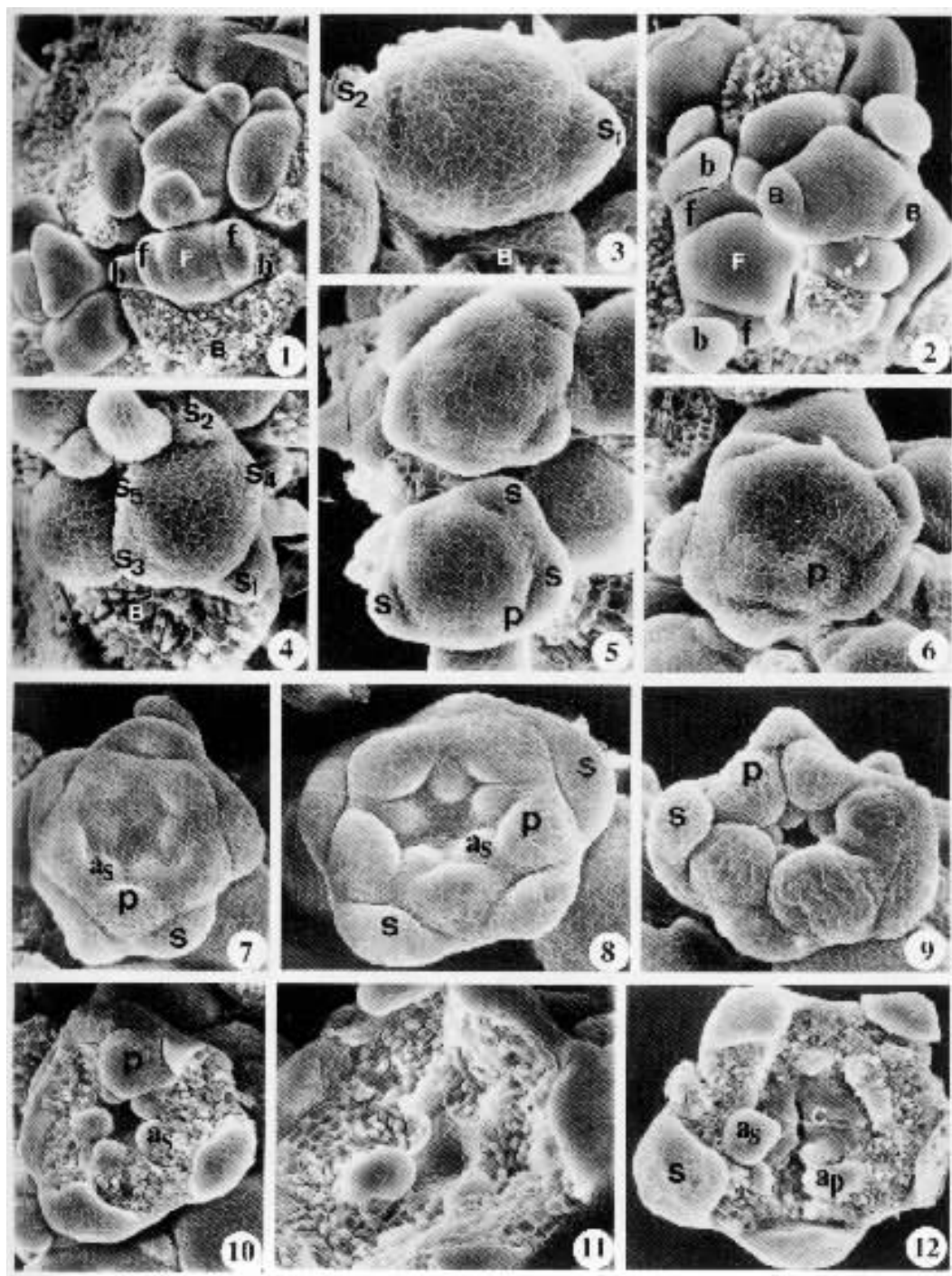
1 材料和方法

马桑绣球 *Hydrangea aspera* D. Don 不同发育阶段的幼嫩花序以及花蕾于 2001 年 5 – 7

图 1 – 12 扫描电镜下马桑绣球花器官发生及发育 1 2. 早期花序顶面观 , 示小聚伞花序原基及初始小聚伞花序 (包括一个顶花原基和两个侧花原基) 。 3 4. 示萼片以 2/5 螺旋式发生。 5. 示花瓣原基。 6. 花瓣发生后的花顶分生组织。 7. 示对萼雄蕊原基。 8. 花瓣开始侧生生长 , 对萼雄蕊原基增大。 9. 花芽顶面观 , 花瓣已大于萼片。 10. 对萼雄蕊原基内弯。 11. 示浅杯状的花顶分生组织。 12. 示对瓣雄蕊原基和两心皮原基。 a_p , 对瓣雄蕊 (原基) ; a_s , 对萼雄蕊 (原基) ; B , 总苞片 ; b , 苞片 ; c , 心皮 ; F , 顶花原基 ; f , 侧花原基 ; p , 花瓣 (原基) ; s , 萼片 ; s₁ – s₅ , 萼片发生顺序。

Figs. 1 – 12. SEM photographs of floral development of *Hydrangea aspera*. 1, 2. A young inflorescence with primordia of cymule and initial cymule comprising one terminal floral primordium and two lateral floral primordia. 3, 4. Sepals arise in a 2/5 helix. 5. Petal initiation. 6. Floral bud after the shift to a concave apex. 7. Bud after the initiation of the whorl of antepetalous stamens. 8. Petals begin to flatten during the growth of the antepetalous stamen primordia. 9. Top view of a floral bud in which petals are larger than sepals in size. 10. Antepetalous stamens extend to the center of the floral bud. 11. Gynoecial torus has formed on the concave floral apex. 12. Antepetalous stamen primordia and carpel primordia. a_p, antepetalous stamen (primordium); a_s, antepetalous stamen (primordium); B, involucre; b, bract; c, carpel; F, terminal floral primordium; f, lateral floral primordium; p, petal (primordium); s, sepal; s₁ – s₅, order of sepal initiation.

1, × 102 ; 3, × 300 ; 2, 10, × 150 ; 4 – 6, 8, 11, × 210 ; 7, 9, × 180 ; 12, × 120



月采自重庆南川金佛山,凭证标本(葛丽萍 1020)存于中国科学院植物研究所标本馆(PE)。花序或花蕾当即于 FAA 液(50%乙醇:冰乙酸:37%甲醛=89:6:5)中固定并保存。解剖前经系列乙醇脱水,放入 95%的乙醇固定 24 h,在解剖镜下适当剥离后,再经 100%乙醇和乙酸异戊酯梯度脱水,临界点干燥,粘台后喷金,用 Hitachi S800 扫描电镜观察(本研究仅限于对孕性花的观察)照相。用于组织学观察的材料,用常规石蜡切片法制片,切片厚度约 12 μm ,番红-固绿对染,在 Leitz 光学显微镜下观察、照相。

2 观察结果

2.1 花序和花形态

伞房状聚伞花序顶生,直径约 8–20 cm,分枝较密集,苞片早落。花二型,不育花紫蓝色或淡紫色,生于花序外侧,仅具 4(少数 5)枚增大为花瓣状的、倒卵圆形的萼片;孕性花小,辐射对称,紫蓝色。花托凹陷呈钟状,萼片 5(少有 6)卵状三角形;花瓣 5(稀 6),长卵形,先端略尖,蕾期卷迭式为镊合状,雄蕊通常 10 枚(稀 11–12)排成 2 轮,外轮与萼片相对的雄蕊(下文称为对萼雄蕊)长于内轮与花瓣相对的雄蕊(对瓣雄蕊);花丝线形,着生于花盘的边缘,花药近圆形,具 4 个花粉囊。药隔宽,不伸出。心皮 2,子房下位,不完全 2 室,胚珠多数,生于内卷心皮的边缘;花柱 2,完全分离,稍外弯,柱头表面具乳突。

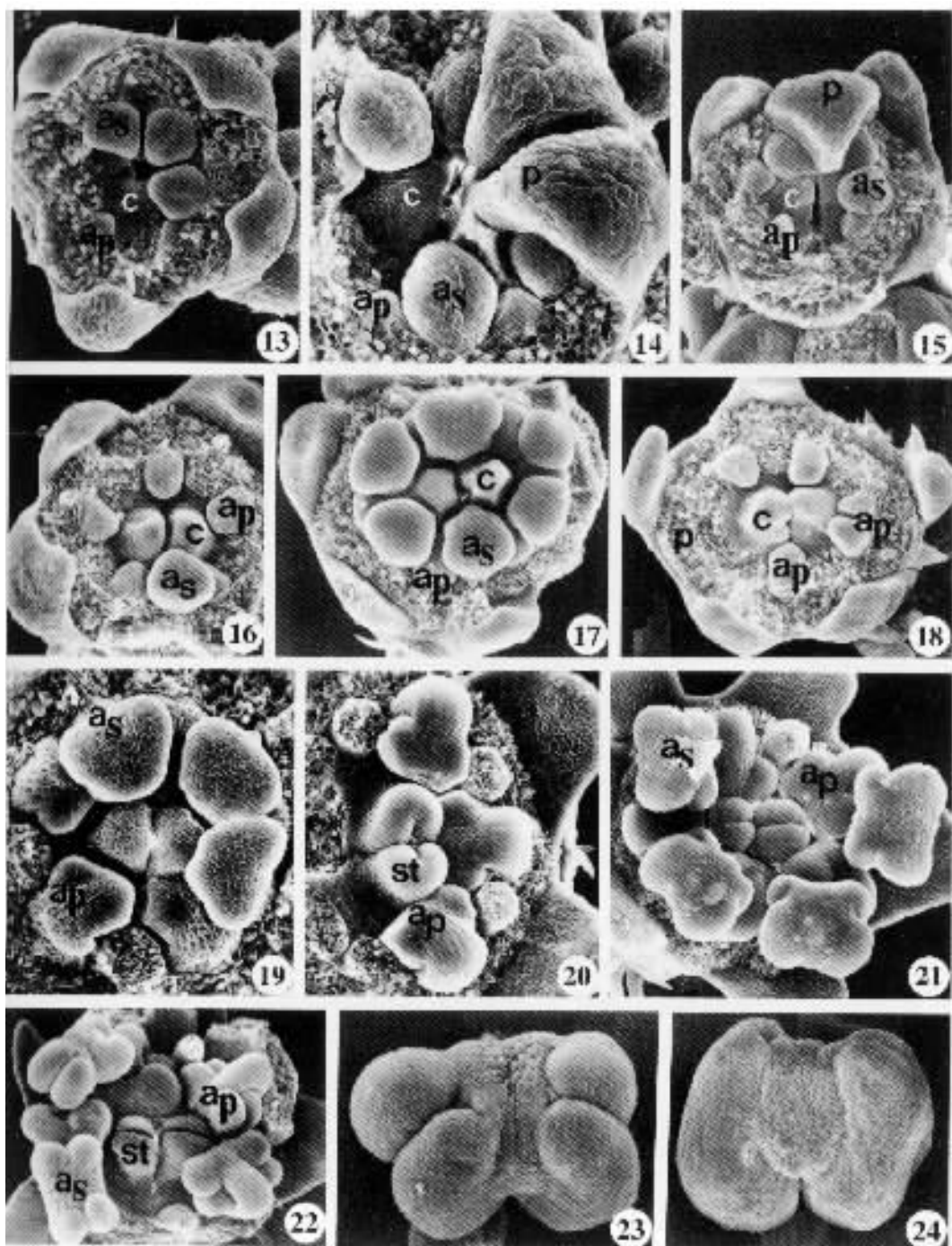
2.2 萼片的发生与发育

5 月初,在小枝的顶端出现一个很小的卵形突起,它的外面被覆多个鳞片。此时花序轴的顶端出现多个小聚伞花序的原基,不规则地排列在几乎同一水平面上(图 1)。每个小聚伞花序原基首先分化出 2 个苞片,接着在每个苞片的腋内分别分化出一个较小的长圆状凸起,即为侧花原基,聚伞花序原基的顶端进而转变为较大的、扁球状顶花原基(图 1 2)。萼片原基的发生不同步,远轴侧面的萼片原基最早发生,随后以 2/5 螺旋式相继发生(图 3, 4)。在萼片原基分化过程中,花顶外周分生组织的进一步活动、扩展,使得花顶看起来不及先前那样圆凸,而显得扁平。萼片原基的发育顺序与发生顺序一致,也为 2/5 螺旋式。随着分生组织的继续分化,初始的萼片行侧生生长(图 4),逐渐发育为三角形的萼片(图 8, 9, 13)。

图 13–24 扫描电镜下马桑绣球花器官发育 13. 发育的心皮和对萼雄蕊。14–16. 花器官进一步发育。17. 具 6 枚对萼雄蕊、6 枚对瓣雄蕊的花芽,对萼雄蕊的花药开始分化。18. 相邻的对萼雄蕊之间偶尔产生 2 个对瓣雄蕊。19. 对萼雄蕊花粉囊的分化开始,对瓣雄蕊分化为花丝和花药。20. 早期花柱和对瓣雄蕊。对瓣雄蕊的花丝反折,花药向下。21. 对萼雄蕊的花药已分化出 4 个花粉囊,心皮进一步内卷。22. 雄蕊和花柱进一步发育。23. 后期花药顶面观。24. 后期花药腹面观。 a_p , 对瓣雄蕊; a_s , 对萼雄蕊; c , 心皮; p , 花瓣; st , 花柱。

Figs. 13–24. SEM photographs of floral development of *Hydrangea aspera*. 13. The incipient carpels and the antesealous stamens. 14–16. The developing sepals, petals, stamens and carpels. 17. A floral bud with 12 stamens, of which six stamens are antesealous and the other six are antepetalous. Anthers of antesealous stamens have begun to differentiate. 18. Occasionally two instead of one antepetalous stamens arise between two adjacent antesealous stamens. 19. The anther sac differentiation begins in the antesealous stamens. Filaments and anthers have established on the antepetalous stamens. 20. Early styles and antepetalous stamens. The filaments have curved inward resulting in the downward orientation of their anthers. 21. Anther sacs have formed. The carpels are more incurved. 22. The further development of styles and stamens. 23. Top view of a preanthetic anther. 24. Ventral view of a preanthetic anther. a_p , antepetalous stamen; a_s , antesealous stamen; c , carpel; p , petal; st , style.

13, $\times 132$; 14, $\times 210$; 15, 16, 20, $\times 102$; 17, 18, $\times 90$; 19, $\times 150$; 21, $\times 72$; 22, $\times 42$; 23, $\times 66$; 24, $\times 60$.



2.3 花瓣的发生和发育

花萼发生后,花顶呈平台状(图4),紧接着在与萼片互生的内侧,5个小圆突起几乎同时出现,即为花瓣原基(图5)。随着花瓣原基的增长,花顶呈现为碟状(图6)。花瓣原基进一步增大为半球形后(图7,8),即行径向和切向生长,加宽、伸长,向着花顶中央内弯,形成近圆形的花瓣雏形(图9,10)。当对瓣雄蕊原基出现后,花瓣伸长,其顶端逐渐变窄并迅速内弯(图14),进而发育为长三角形。在芽期,花瓣卷叠式为镊合状排列,向内紧紧包围花部其他器官而起着保护作用。

2.4 雄蕊的发生和发育

花瓣原基发育为扁球形时,对萼雄蕊原基几乎同时出现在与花瓣原基互生的位置(图7)。雄蕊原基增大为半球形(图8)后,即行横向和径向生长,并内弯(图10)。当对萼雄蕊顶面观略呈三角形时,对瓣雄蕊原基出现(图12)。通常在相邻的对萼雄蕊之间近轴的位置只形成1个对瓣雄蕊原基(图16,17),但偶尔会出现2个对瓣雄蕊原基(图18),使得雄蕊的数目略多于10。对萼雄蕊原基增厚、加宽,花药的分化开始(图14,16,17)。初始的花药行径向和切向生长,呈木钉状(图17)。随后,花药先于背腹面分化出中沟(图19)。当花药侧面的纵沟愈来愈明显时,标志着花粉囊正在分化形成(图21)。随后花粉囊和药隔进一步发育,在花药的腹面,药隔相对于花粉囊生长缓慢(图23);花粉囊侧面观弓形(图23),其下端明显超出药隔,顶端稍高出药隔(图24)。药隔表面的气孔器明显,这些气孔器隆起于药隔表皮细胞之上(图21,24)。对瓣雄蕊的发育与对萼雄蕊基本相似,但前者在蕾期花丝内弯,使得花药向下,花药的远轴面紧靠着花柱(图20,21),而后的花丝较前者稍直,花药斜向上,花药的近轴面靠近花柱(图21,27)。开花前花药呈长圆形(图22-24)。

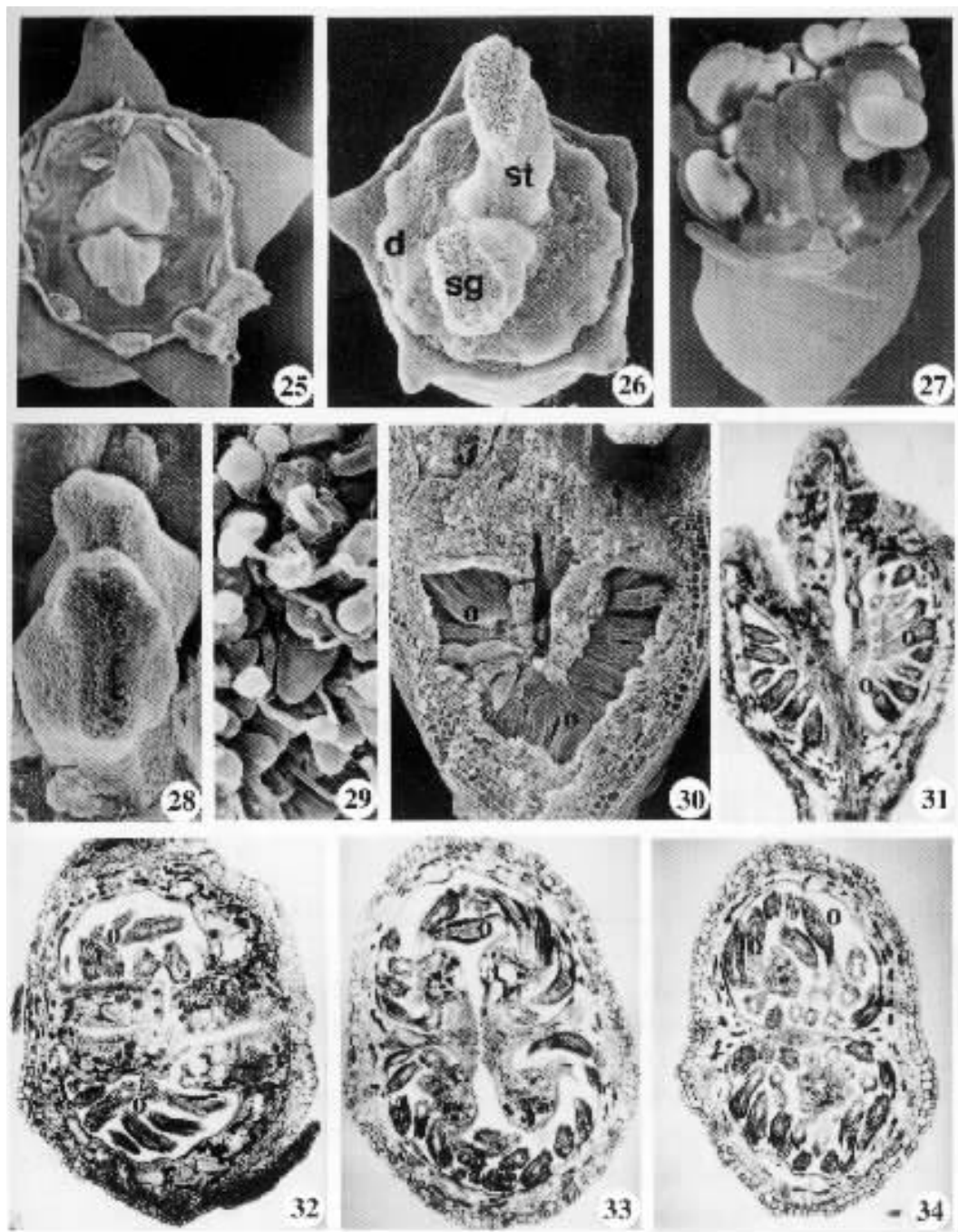
2.5 雌蕊的发生和发育

当对萼雄蕊原基扁化发育时,由于花顶周围组织的扩展,使得花顶看上去更加凹陷,呈浅杯状(图11)。此时花顶外围出现一个环状分生组织,由此发育两个心皮原基(图12),心皮原基行横向和纵向的扩展,略呈马蹄形(图13)。初始两心皮上位的部分,远轴面的生长速度较近轴面快,导致其向心内卷(图15-19),心皮腹沟随之出现(图20)。随着进一步发育,心皮由下而上逐渐愈合,初始花柱形成(图22)。初始花柱继续向上伸长,其顶部横向扩展,逐渐分化形成柱头。花发育后期,柱头的表面呈乳突状(图26-28)。

图25-34 25-30. 扫描电镜下马桑绣球花器官发育 25,26. 示柱头的发育及花盘。27. 示钟状花托及近成熟雌蕊和雄蕊。28. 表面具乳突的柱头。29. 柱头的放大,示柱头表面的花粉粒及花粉管。30. 花芽的纵剖,示下位子房和多数胚珠。31-34. 光镜下马桑绣球成熟花子房。31. 子房的纵切,示隔膜与胚珠。32-34. 同一子房的横切面。32. 子房上部:隔膜彼此分离。33. 子房中部:隔膜靠近,但中轴部位尚未愈合,子房为一室。34. 子房下部:隔膜于中轴处完全愈合,子房分为2室。d,花盘;o,胚珠;sg,柱头;st,花柱。

Figs. 25-34. 25-30. SEM photographs of floral development of *Hydrangea aspera*. 25-26. Stigma and disc. 27. The older floral bud showing the campanulate receptacle and nearly mature gynoecium and stamens. 28. Papillate stigma surface. 29. Magnification of the stigmata showing pollen grains and pollen tube on the stigma. 30. Longitudinal section of a bud showing inferior ovary and numerous ovules. 31-34. LM photographs of sections through the ovary of *Hydrangea aspera*. 31. Longitudinal section showing septa and ovules. 32-34. Cross sections through an ovary. 32. Upper part: septa are discontinuous. 33. Middle part: symplicate zone, septa are near each other. 34. Lower part: synascidiate zone, septa are continuous in the center of the ovary, separating the ovary into two locules. d, disc; o, ovule; sg, stigma; st, style.

25, $\times 36$; 26, $\times 30$; 27, $\times 24$; 28, $\times 66$; 29, $\times 480$; 30, $\times 48$; 31-34, $\times 32.3$.



两初始心皮向下延伸嵌入钟状花托的部分,发育为下位子房。开花时子房的连续横切片显示:在子房的上部,两心皮背部边缘的表皮细胞和部分薄壁组织已合生,但其腹面并未合生,看起来似一室(图 32);下至子房的中部,两心皮的腹面边缘彼此愈合,形成隔膜并彼此靠近,但隔膜并未愈合,胚珠着生于心皮内卷部分的边缘(图 33),即中部仍为一室;而在子房下部,隔膜于中轴愈合,把子房分隔为 2 室(图 34)。因此我们认为马桑绣球的子房为不完全 2 室。其子房壁与钟状花托贴生。

3 讨 论

表 1 是马桑绣球与 Hufford (2001) 所报道的绣球属另外 5 种 1 亚种的花器官发生过程的比较。由表中可见,绣球属被观察过的全部 6 种 1 亚种的萼片原基均为螺旋式依次发生,花瓣几乎同时发生,对萼雄蕊在花瓣原基发育前产生,花药分化式样类似,雌蕊的心皮数目虽然有差异,但发生的式样非常相似,均始于浅杯状的花顶分生组织,仅在发育后期出现一些形态上的差别。然而,它们雄蕊的类型和发生式样,花被片发生的相对位置、时间、发育速度有所不同,其中藤绣球 *Hydrangea anomala* D. Don subsp. *petiolaris* (Sieb. & Zucc.) McClintock 和绣球 *H. macrophylla* (Thunb.) Ser. (Hufford, 2001) 较为独特,马桑绣球和其余 4 种 (Hufford, 2001) 基本相似,据此可将绣球属花的发育式样分为 3 种类型:

(A) 藤绣球 具多雄蕊(即雄蕊的数目多于花被的数目),其雄蕊在发生过程中,首先在每个正对萼片中部的位置形成一个雄蕊,随后在这个先发生的雄蕊的两侧又分别形成一个雄蕊,形成所谓的对萼三联体(Hufford, 2001);花瓣在发育过程中,边缘相互愈合,形成冠盖花冠,与绣球科另一属冠盖藤属 *Pileostegia* 的花冠相似(Hufford, 2001);而其他 6 种均为外轮对萼、内轮对瓣的两轮雄蕊,花瓣在发育过程中不愈合。

(B) 绣球 萼片原基在花顶分生组织发生的位置比其他种高得多,其花瓣原基在较平的花顶上发生;在花瓣原基出现时,萼片已内弯并位于花顶分生组织上方(Hufford, 2001)。

(C) 马桑绣球、微绒绣球 *H. heteromalla* D. Don、*H. quercifolia* Bartram、*H. arborescens* L. 和 *H. serratifolia* Engl.。这 5 种植物的萼片原基发生于花顶周缘相对较低的位置,花瓣原基于圆凸花顶的周缘产生,到花瓣原基出现时为止,花萼发育缓慢。

McClintock (1957) 依据习性、叶片质地、以及未开放的花序外是否具苞片等性状将绣球属分为绣球组和星毛组。但星毛组的 *H. serratifolia* 与绣球组的 *H. quercifolia*、*H. arborescens*、微绒绣球以及马桑绣球在花器官发生及发育上非常相似,无明显差别,而绣球组内却有差异。基于叶绿体基因 *matK* 序列构建的绣球科分支图(Hufford et al., 2001) 也显示,冠盖绣球 *H. anomala* “*aspera* clade”与星毛组代表种(如 *H. serratifolia*) 的关系比它们与“*macrophylla* clade”的关系更近。这些结果似乎暗示该属的属下分类有待进一步研究。

McClintock 在绣球组下划分了 6 个亚组,但从已观察过的 5 个亚组的花发育资料来看,仅冠盖亚组 subsect. *Calyptanthe* (Maxim.) McClintock 和大叶亚组 subsect. *Macrophyllae* McClintock 在花器官发生上较为独特,其他 3 个亚组非常相似。卫兆芬(1994) 将绣球属分为 5 组——离瓣组 sect. *Petalanthae* (Maxim.) Wei、挂苦子组 sect. *Heteromalla* (Rehd) Wei、绣球组、星毛组和冠盖组 sect. *Calyptanthe* Maxim. 除星毛组沿用 McClintock 的分类,下设

2 个亚组)外,其他组下均未设亚组。从花形态发生的资料来看,Maximowicz(1867)、Rehder(1911)、陈焕镛(1954)、卫兆芬(1994)等学者根据花瓣的分离或联合以及植物的习性,把冠盖类绣球作为绣球属下一个组的分类处理,可能比McClintock(1957)把它作为绣球组的一个亚组更合理。此外,花器官发生和 *matK* 资料均显示绣球属的“*macrophylla* clade”较为独特,它在绣球属的位置有待进一步研究,绣球属的界定以及属下分类仍需进一步探讨。

致谢 在材料采集过程中,得到重庆药用植物种植研究所刘正宇先生、林茂祥等同志的帮助,电镜工作得到中国科学院植物研究所肖荫厚先生的指导,杨学健先生协助冲洗照片,温洁女士给予实验的帮助,在此一并致谢。

参 考 文 献

- Chun W-Y (陈焕镛). 1954. A census and preliminary study of the Chinese Hydrangeoideae. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 3: 101 – 206.
- Endress P K. 1994. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hao G (郝刚), Hu C-M (胡启明). 1996a. A study of pollen morphology of Hydrangeoideae (Hydrangeaceae). *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报) 4 (3): 26 – 31.
- Hao G (郝刚), Hu C-M (胡启明). 1996b. Leaf venation of Hydrangeoideae (Hydrangeaceae). *Guihaia* (广西植物) 16: 155 – 160.
- Huang L (黄林), Huang X-Y (黄小云), He P (何平), Du J (杜洁), Yuan X-F (袁小凤). 2001. Taxonomic studies on the genus *Hydrangea* Linn. in Sichuan and Chongqing (I)—Its taxonomic history and geographic distribution. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science)* (西南师范大学学报)(自然科学版) 26: 317 – 322.
- Hufford L. 1997. A phylogenetic analysis of Hydrangeaceae based on morphological data. *International Journal of Plant Sciences* 158: 652 – 672.
- Hufford L. 2001. Ontogeny and morphology of the fertile flowers of *Hydrangea* and allied genera of tribe Hydrangeae (Hydrangeaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 137: 139 – 187.
- Hufford L, Moody M L, Soltis D E. 2001. A phylogenetic analysis of Hydrangeaceae based on sequences of the plastid gene *matK* and their combination with *rbcL* and morphological data. *International Journal of Plant Sciences* 162: 835 – 846.
- Liang H-X (梁汉兴), Pan K-Y (潘开玉), Chen Z-D (陈之端). 1996. Floral organogenesis in *Saururus chinensis* (Saururaceae). *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 34: 565 – 568.
- Maximowicz C J. 1867. Revision Hydrangearum Asiae Orientalis. *Mémoires de l'Académie impériale des Sciences de St. Pétersbourg* VII 10 (16): 6 – 18.
- McClintock E. 1957. A monograph of the genus *Hydrangea*. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 29: 147 – 256.
- Rehder A. 1911. *Hydrangea*. In: Sargent C S ed. *Plantae Wilsonianae*. Cambridge: Harvard University Press. 1 (4): 25 – 41.
- Roels P, Ronse Decraene L P, Smets E F. 1997. A floral ontogenetic investigation of the Hydrangeaceae. *Nordic Journal of Botany* 17: 235 – 254.
- Soltis D E, Xiang Q-Y, Hufford L. 1995. Relationships and evolution of Hydrangeaceae based on *rbcL* sequences data. *American Journal of Botany* 82: 504 – 514.
- Sun K (孙坤), Chen J-K (陈家宽), Chen Z-D (陈之端). 1998. Progress in studies on floral development of angiosperms and some consideration on future studies. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 36: 558 – 568.
- Tucker S C. 1992. The role of floral development in studies of legume evolution. *Canadian Journal of Botany* 70: 692 – 700.
- Wei C-F (卫兆芬). 1994. A revision of the genus *Hydrangea* in China. *Guihaia* (广西植物) 14: 101 – 121.
- Wei C-F (卫兆芬). 1995. *Hydrangea*. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 35 (1): 201 – 258.
- Wei C-F (卫兆芬), Bartholomew B. 2001. *Hydrangea*. In: *Flora of China*. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. Vol. 8: 411 – 422.